

Zur Soziologie von *Ctenidium molluscum*

von

Gea Zijlstra, Utrecht

Einleitung

Im Rahmen einer Studie von Grasländern mit *Linum catharticum*, *Briza media* und *Carex flacca* wurde eine Anzahl von „blauwgraslanden“ (d. h. „blaue Wiesen“, *Cirsio-Molinietum*, *Junco-Molinion*) in den Niederlanden untersucht. Die erwähnten Arten findet man in Pflanzengesellschaften unter scheinbar stark verschiedenen Umweltverhältnissen, welche deshalb zu verschiedenen Klassen gerechnet werden: *Isoeto-Nanojuncetea*, *Koelerio-Corynepheretea*, *Festuco-Brometea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Parvocarietea* und *Nardo-Callunetea*.

Eines der untersuchten „blauwgrasland“-Naturschutzgebiete ist das „Meeuwenkampje“ in der „Gelderse Vallei“ (Provinz Utrecht). Hier wurde sowohl 1970 wie auch 1977 *Ctenidium molluscum* in einer Aufnahme angetroffen.

Ctenidium molluscum findet sich in den Niederlanden vor allem in Halbtrockenrasen (*Mesobromion*, im Süden der Provinz Limburg), bisweilen in Wäldern auf Kalk, und ist sehr selten in den kalkreichen Dünen (BARKMAN 1970). Soviel ich weiß, wurde diese Art noch nie im „blauwgrasland“ angetroffen; siehe z. B. SISSINGH (1978), der eine große Anzahl von „blauwgrasland“-Aufnahmen aus den dreißiger und vierziger Jahren bearbeitet hat, aus einer Zeit also, in der es in den Niederlanden noch bedeutend mehr und bessere „blauwgraslanden“ gab als heute.

Wie soll man nun den Fund im „Meeuwenkampje“ beurteilen? Wenn man nicht an Zufall glaubt, und deshalb auch keine Kategorie von zufällig auftretenden Arten in den Tabellen aufnehmen will, sieht man sich gezwungen, nach der Bedeutung von *Ctenidium molluscum* in „blauwgrasland“-Aufnahmen zu suchen.

Die Nomenklatur folgt, wenn nicht anders erwähnt, WESTHOFF & DEN HELD (1969), HEUKELS & VAN OOSTSTROOM (1977) und MARGADANT & DURING (1979).

Ctenidium molluscum in den Niederlanden

Bemerkenswert scheint eine Aussage von GARJEANNE (1901): Auf Sand- und Heideböden, in Mooren usw. nicht selten. BARKMAN (1961) erwähnt, daß *Ctenidium molluscum* in den Niederlanden früher u. a. an 9 Stellen in Drente und auf der Veluwe angetroffen wurde. Jetzt findet sich diese Art hier aber nicht mehr.

Diese Aussagen gaben Anlaß zu untersuchen, was sich von *Ctenidium molluscum* in den niederländischen Herbarien auffinden läßt. Die Fundstellen sind in Abb. 1 A angegeben. In S-Limburg handelt es sich um Fundorte in Halbtrockenrasen und Wäldern wie auch auf Kalkfelsen. Ein Fundort in der Nähe von Winterswijk (Provinz Gelderland) auf Muschelkalk schließt, was den Boden anbelangt, an denjenigen von S-Limburg an. Über *Ctenidium molluscum* in Dünen sind die Angaben sehr knapp. Auf Grund des Berichtes VAN EEDENS (1874) könnte man an Dünenal-Vegetation aus dem *Caricion davallianae* denken. Aber im ganzen Wattengebiet (von Bergen in N-Holland bis Skallingen in Dänemark), wo verschiedene Assoziationen dieses Verbandes vorkommen, wurde *Ctenidium molluscum* nie angetroffen (DURING, KOPPE & VAN ZANTEN 1979). Auf Grund der Meldungen von VERDOORN (1927) könnte man an das *Galio-Koelerion* denken. BOERBOOM (1957) erwähnt *Ctenidium molluscum* aber nicht. Nach BARKMAN (1948) trifft man diese Art in der Tat (zwar sehr selten) im *Anthyllido-Silenetum* an.

-  Gradientreiches Dünengebiet an der Küste
-  Schmale Übergangszonen des divergenten Grenztyps anderswo in den Niederlanden
-  Gebiete mit lokalen Übergängen vom divergenten Grenztyp zwischen salzigem und süßem Milieu
-  Unterlauf der großen Flüsse mit Übergängen von salzigem nach süßem Wasser und abnehmender Gezeitenwirkung
-  Gebiete mit ausgedehnten nährstoffarmen Heiden, Hochmoorreste, Flugsänder und einförmigen Forste
-  Gebiete (ausserhalb der Dünen) wo es ehemals einen auffällenden Reichtum an Pflanzenarten und Vegetationstypen gab durch Aufhäufung von allmählichen Übergängen im Milieu



Abb. 1 A: Fundorte von *Ctenidium molluscum* in den Niederlanden: schraffiert: in S-Limburg allgemein; anderswo: ▽ bis 1910, ▴ ab 1933 (1911–1932: keine Funde).

Abb. 1 B: Fundorte von *Ctenidium molluscum* in Drente, Overijssel und Gelderland exklusiv Winterswijk. (Karte: RIN, Leersum)

Bei dem Material aus Drente, Overijssel und Gelderland (mit Ausnahme von Winterswijk) könnte es sich um Funde in „blauwgraslanden“ handeln. Deshalb wurde in Tabelle 1 eine Anzahl von Angaben dieser Funde zusammengestellt; auch die zusammen mit *Ctenidium molluscum* gesammelten Moose sind erwähnt worden. Außer *Scorpidium scorpioides*, *Dicranum spurium*, *Barbula fallax* und *Thuidium recognitum* wurden alle diese Arten wohl einmal von mir in meinen Aufnahmen von „blauwgraslanden“ aufgefunden, *Calliergonella cuspidata* und *Fissidens adianthoides* am meisten. *Fissidens adianthoides* und *osmundoides*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Campylium stellatum*, *Drepanocladus vernicosus* und *Scorpidium scorpioides* sind Arten aus dem Caricion davallianae.

Tab. 1: *Ctenidium molluscum* in den niederländischen Herbarien von Fundstellen aus Drente, Overijssel und Gelderland (exklusiv Winterswijk)

Nr. Fundort	Standortumschreibung	Sammler	Jahr Herb.	zusammen mit:				
				Co	Ce	Dv	Fa	Ss
1 Eelderwolde	Unland ("onland")	Stratigh	1857 G					x
2 Assen	moorige Heide ("veenachtige heidegrond")	SL	1860 L, NEV	x	x	x		x
3 Batmen	?	UNIO	1850 NEV	x				
4 Dort/Gorssel	Heide ("heide")	UNIO	1850 NEV	x				
5 Elspeet	feuchte, moorige Heide zwischen Gräsem ("vochtige, veenachtige heidegrond tussen 't gras")	v. Embden	1910 L			x		
6 Epe	moorige Heide ("veenachtige heidegrond")	SL	1844 L, NEV					
7 Vaassen	tiefliegende Heide ("lage heidegrond")	SL	1854 L, NEV	x				x
8 Beekbergen	Myrica gale Gebüsch ("gagelvelden")	SL	1854 NEV	x		x	x	
9 Otterlo	zwischen Gräsem am Ufer eines Baches ("tussen grassen aan oever van beekje")	Buse	? " NEV					
10 Wageningen, Kruiponder	?	Lako	1903 L					
11 Ede	feuchte, moorige Heide ("vochtige, veenachtige heidegrond")	SL	1844 L				x	
12 Ede	tiefliegende, moorige Wiese auf der Heide ("laag, veenachtig weiland op de heide")	SL	1844 L, NEV	x			x	
13 Ede/De Klomp	moorige Heide ("veenachtige heidegrond")	SL	1844 NEV					x
14 Nijkerker Veenen	?	Bondam	1863 L, NEV	x	x		x	

Herbarien: G = Rijksuniversiteit Groningen; L = Rijksherbarium, Leiden; NEV = Kon. Ned. Bot. Ver., Leiden.
Co = *Calliergonella cuspidata*, Ce = *Campylium stellatum*, Dv = *Drepanocladus vernicosus*, Fa = *Fissidens adianthoides*, Ss = *Scorpidium scorpioides*.

Außerdem je einmal: in 2: *Barbula fallax*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Dicranum spurium*, *Fissidens osmundoides*; in 7: *Scapania nemorosa*, *Thuidium recognitum* s.s.
Die unterstrichenen Arten sind nach Westhoff & Den Held (1969) Arten des Caricion davallianae.
) SL = Van de Sande Lacoste. ") 19. Jahrhundert.

In der Standortumschreibung der Herbaretiketten finden wir oft erwähnt Heideboden, meistens moorartig, zuweilen tiefliegend. Der Ausdruck „blauwgrasland“ hat sich erst um 1940 eingebürgert. Früher wurde in großen Teilen der Niederlande Ödland in gemeinschaftlichem Besitz „heide“ genannt. Dies betraf nicht nur die Zwergstrauchformation, sondern auch sonstige unfruchtbare Böden: sumpfiges, ungedüngtes Land, das teilweise extensiv beweidet und teilweise geheut wurde (WESTHOFF et al. 1971).

Von den Fundorten Nr. 10–14 ist fast sicher anzunehmen, daß es sich hier um „blauwgrasland“ handelt (10 liegt im „Wageningse Binnenveld“). In WESTHOFF et al. (1973) wurde angegeben, daß die „blauwgraslanden“ in diesen Gebieten früher einen hohen Anteil seltener Arten beherbergten. Auch bei dem Fund in der Nähe von Eelderwolde (1) sollte es sich um „blauwgrasland“ handeln: „onland“ ist ein alter Name für „blauwgrasland“. Es stellt sich also heraus, daß der rezente Fund von *Ctenidium molluscum* in „blauwgrasland“ nicht für sich allein steht. Es bleibt aber die Frage nach der Interpretation dieses Vorkommens. Das *Cirsio-Molinietum* ist nämlich eine „Stelle der Zusammenkunft“ von Arten aus einer Anzahl von Verbänden.

Ctenidium molluscum in Beziehung zu einigen pflanzensoziologisch verwandten Moosarten

In Tabelle 2 sind die Moose aus einigen Gruppen von Aufnahmen der „blauwgraslanden“ und verwandter Gesellschaften zusammengestellt worden, um den Standort im „Meeuwenkampje“ mit einigen belgischen, französischen und deutschen Flächen vergleichen zu können. Es handelt sich hier um (Teile von) Tabellen, wo *Ctenidium molluscum* eine Stetigkeit von mindestens 25% hat. Einige Arten trifft man in fast allen Aufnahmegruppen: neben *Ctenidium molluscum* sind dies *Calliergonella cuspidata* und *Fissidens adianthoides*, mit niedriger Stetigkeit auch *Bryum pseudotriquetrum* und *Campylium stellatum*. Allen diesen Arten begegnen wir auch in Tabelle 1.

Tab. 2 : Die Mooschicht in einigen verwandten Pflanzengesellschaften mit *Ctenidium molluscum*. Stetigkeit in Prozenten in Gruppen von Aufnahmen.

Nr. der Gruppe		1	2	3	4	5	6	7
dav.	<i>Campylium elodes</i>	33	.	5	.	.	25	.
P.	<i>Riccardia pinguis</i>	66	.	.	9	.	.	.
dav.	<i>Pellia endiviaefolia</i>	100	.	.	9	.	.	.
dav.	<i>Drepanocladus revolvens</i>	100	25	45
dav.	<i>Scorpidium scorpioides</i>	100	25
dav.	<i>Camptothecium nitens</i>	.	25	20	45	.	.	.
	<i>Hylocomium splendens</i>	.	.	10	9	63	.	.
	<i>Lophocolea bidentata</i>	.	.	5	18	13	.	.
	<i>Plagiomnium rostratum</i>	.	.	.	64	.	.	.
	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	38	.	.
	<i>Ctenidium molluscum</i>	100	50	75	45	75	25	50
	<i>Calliergonella cuspidata</i>	100	75	50	73	38	100	50
dav.	<i>Fissidens adianthoides</i>	66	.	60	64	50	100	.
dav.	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	33	.	30	27	25	25	.
dav.	<i>Campylium stellatum</i>	100	.	80	45	.	75	.
dav.	<i>Plagiomnium affine s.l.</i>	.	.	50	.	.	100	.
	<i>Dicranum bonjeanii</i>	.	50	5	18	.	.	.
	<i>Aulacomnium palustre</i>	.	50	.	9	.	.	50
M.-A.	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	.	50	.	64	50	.	50
	<i>Pseudoscleropodium purum</i>	.	.	45	36	63	.	100
M.-A.	<i>Climacium dendroides</i>	.	.	10	55	.	100	50
	<i>Chiloscyphus pol. var. pallescens</i>	100
	<i>Pellia epiphylla</i>	50	50
	<i>Brachythecium rutabulum</i>	25	50
V.-G.	<i>Hypnum cupr. var. ericetorum</i>	.	.	.	9	.	.	50
	<i>Calyptogeia fissa</i>	50
	<i>Scapania nemorosa</i>	50
	<i>Leucobryum glaucum</i>	50
	<i>Sphagnum auriculatum</i>	.	.	.	9	.	.	100

Außerdem in je zwei Gruppen von Aufnahmen: *Riccardia mollis multifida* 9(4), 13(5); *Pleurozium schreberi* 18(4), 13(5).
 Je einmal in Gruppe 3: *Cratoneuron commutatum* 15, *Philonotis calcoarea* 5; in 4: *Campylium chrysophyllum* 9, *Cirriphyllum piliferum* 27, *Drepanocladus verrucosus* 27, *Plagiomnium undulatum* 18, *Sphagnum nemoreum var. nemoreum* 9, *Sphagnum palustre* 9, *Thuidium tamariscinum* 18, *Calyptogeia trichomanis* 18; in 6: *Calliergon giganteum* 25.

Erste Spalte: Kennart nach Westhoff & Den Held 1969; dav. = *Caricion davallianae*; P. = *Parvocaricetea*; M.-A. = *Molinio-Arrhenatheretea*; V.-G. = *Vaccinio-Genistetalia*.

1) "*Hypnum cupressiforme*". 2) "*Sphagnum subsecundum*": senso lato?

Aufnahmen von:

1. *Schoenetum nigricantis* Allorge 1922, typische Subass.; DuVigneaud & Vanden Berghen 1945, Tab. V, Aufn. 2-4; Belgien, nördlich von Brüssel.
2. *Schoenetum nigricantis* Koch 1926, typische Subass.; Tüxen 1937, Tab. Ia, 4 Aufn.; Nordwestdeutschland.
3. *Schoeneto-Juncetum obtusiflori* Allorge 1922, typische Subass.; Lemée 1937, Tab. 38, 20 Aufn.; Nordwestfrankreich, Le Perche.
4. *Eu-Molinietum coeruleae typicum* Koch 1925; Vanden Berghen 1951a, Tab. II, Aufn. 1-11; südöstliche Hälfte Belgiens.
5. *Eu-Molinietum coeruleae caricetosum tomentosae* Koch 1925; Vanden Berghen 1951a, Tab. III, Aufn. 1-8; südöstliche Hälfte Belgiens.
6. *Cirsio-Molinietum* mit ziemlich starkem *Caricion davallianae*-Einschlag; 1970, 4 Aufn.; Niederlande, Meeuwenkampje.
7. *Cirsio-Molinietum* mit starkem *Molinietalia*-Akzent und relativ starkem *Violion caninae*-Einschlag; 1977, 2 Aufn.; Niederlande, Meeuwenkampje.

Calliergonella cuspidata ist eine Art, auf welche RICHARDS (1932) und BARKMAN (1948) aufmerksam gemacht haben, weil sie unter sehr verschiedenen Umweltbedingungen vorkommt: in Halbtrockenrasen und in Flachmooren. Man trifft diese Art außerdem in verschiedenen Gesellschaften von Dünentälern. Im Anthyllido-Silenetum (oder anderen Galio-Koelerion-Gesellschaften) ist *Calliergonella cuspidata*, soweit mir bekannt, in den Niederlanden nie gefunden worden.

BARKMAN weist auch auf *Fissidens adianthoides* hin: diese Art trifft man in Halbtrockenrasen sowie in feuchten Wiesen, Sümpfen und Mooren. GREVEN (persönliche Mitteilung) ist der Meinung, daß *Fissidens adianthoides* auch in verschiedenen britischen Halbtrockenrasen vorkommt. Das niederländische und deutsche Material aus Halbtrockenrasen wurde zwar auch als *Fissidens adianthoides* identifiziert; es soll sich hier aber nach GREVEN um *Fissidens cristatus* var. *mucronatus* handeln. *Fissidens adianthoides* findet man auch in den Dünen: sowohl im Anthyllido-Silenetum (BOERBOOM 1957) als auch in Dünentälchen. MIKKELSEN (1959) weist darauf hin, daß *Ctenidium molluscum* oft zusammen mit *Fissidens adianthoides* gefunden wird.

Bryum pseudotriquetrum und *Campylium stellatum* findet man ebenfalls in Dünentälchen, *Campylium stellatum* außerdem (selten) in Halbtrockenrasen.

In Tabelle 2 finden wir noch einige Arten, welche von BARKMAN für Halbtrockenrasen angegeben werden: *Pseudoscleropodium purum*, *Rhytidiadelphus squarrosus* und ausnahmsweise *Scapania nemorosa*, welche meiner Meinung nach auch nur selten in „blauwgraslanden“ auftritt.

Auf die 5 zentralen Arten aus Tabelle 2 werden wir noch die Aufmerksamkeit lenken. Im Bayerischen Alpenvorland haben POELT (1954) und BRAUN (1968) den Moosgesellschaften in Kalkflachmooren (Caricion davallianae) ihre Aufmerksamkeit gewidmet. Diese Autoren unterscheiden Moosvereine. Bei POELT sind dies Kleingesellschaften ohne soziologische Rangeinstufung. Bei BRAUN sind es, wie aus seinen Tabellen deutlich hervorgeht, soziologische Artengruppen in der Mooschicht, meistens aus 2–4 Arten bestehend. Nach BRAUN können sich die einzelnen Vereine gegenseitig durchdringen oder in einem für die Gesellschaft, in der sie leben, typischen Vegetationsmosaik auftreten (z. B. wenn es sich um Bulten und Schlenken handelt). Bei beiden Autoren finden wir einen *Ctenidium molluscum*-*Tortella tortuosa*-Verein. Dieser Verein wurde ursprünglich als eine Kleingesellschaft auf Kalkfelsen (GAMS 1927, STODIEK 1937) beschrieben. HÖFLER (1959) faßt 5 *Ctenidium molluscum*-Moosvereine von Kalkgestein in einer Mikroassoziation zusammen, welche er *Ctenidium molluscum* praealpinum nennt. POELT unterscheidet in der kalkreich-oligotrophen Verlandungsreihe 4 Vereine, darunter den *Ctenidium molluscum*-*Tortella tortuosa*-Verein. Diesen findet man in heidigen Hangquellfluren, und zwar in späteren Sukzessionsstadien des Schoenetum ferruginei. Jüngere Stadien dieser Assoziation werden charakterisiert durch den *Scorpidium*-Verein und den *Drepanocladus intermedius*-Verein, beide auch aus der kalkreich-oligotrophen Verlandungsreihe (*Drepanocladus intermedius* = *D. revolvens* ssp. *intermedius*). In diesen beiden letzten Vereinen befinden sich *Bryum pseudotriquetrum*, *Calliergonella cuspidata*, *Campylium stellatum* und *Fissidens adianthoides*. *Bryum pseudotriquetrum* und *Calliergonella cuspidata* findet man bei POELT auch in Vereinen von Zwischenmooren, *C. cuspidata* auch noch in eutrophen Flachmooren, namentlich im sehr allgemeinen *Acrocladium*-*Climacium*-Verein (*Acrocladium cuspidatum* = *Calliergonella cuspidata*).

BRAUNs Arbeit ist den kalkreichen Mooren und Sümpfen gewidmet. Er beschreibt auch Moosgesellschaften der Wiesen, Heiden und Halbtrockenrasen, und darin unterscheidet er u. a. einen *Ctenidium molluscum*-*Tortella tortuosa*-Verein. Dieser findet sich in den trockenen Ausbildungen der Kalkflachmoore, wo eventuell schon eine Verheidung bemerkbar ist. Unter den Vereinen der kalkreich-oligotrophen Verlandungsreihe gibt es wieder einen *Scorpidium*- und einen *Drepanocladus intermedius*-Verein. Zu dem letzten gehören u. a. *Campylium stellatum* und *Fissidens adianthoides*. Außerdem gibt es einen *Bryum ventricosum*-Verein, welcher zu den Vereinen der Quellfluren gerechnet wird (*Bryum ventricosum* = *B. pseudotriquetrum*). Schließlich *Calliergonella cuspidata*: diese Art kennzeichnet (wieder) den *Acrocladium cuspidatum*-Verein, welcher zu den Artengruppen der eutrophen Sümpfe und Moore gehört.

Ctenidium molluscum (d. h. der *Ctenidium*-Verein) wird nur zusammen mit dem *Drepanocladus intermedius*-Verein angetroffen. Letzterer hingegen kommt regelmäßig allein oder oft zusammen mit einem oder einigen anderen Vereinen vor, z. B. mit dem

Scorpidium-, dem Bryum ventricosum- oder dem Acrocladium-Verein. Dieser letzte Verein begleitet fast alle anderen Vereine an Standorten, welche auf natürliche Weise oder durch menschlichen Einfluß eutroph geworden sind.

Geographische Verschiebungen

Bei der Suche nach pflanzensoziologischen Angaben stieß ich auf merkwürdige geographische Aspekte. Dabei beschränkte ich mich auf Grasländer, Moore und Heiden von Klassen, welche im nordwesteuropäischen Tiefland vorkommen.

Sehen wir uns zuerst Belgien an: In einer Übersicht von LEBRUN et al. (1949) sind nur Kenn- und Trennarten aufgenommen. *Ctenidium molluscum* wird nur einmal erwähnt: als Differentialart der Eriophorum latifolium-Subassoziation des Eu-Molinietum, einer (mehr kontinentalen) vikarierenden Assoziation des Cirsio-Molinietum aus den Niederlanden (Molinion). Im Mesobromion wird *Ctenidium molluscum* gelegentlich auch angetroffen (persönliche Mitteilung von J.H. WILLEMS). Im Caricion davallianae findet man das Moos im Schoenetum nigricantis (DUVIGNEAUD & VANDEN BERGHEN 1945).

Bei TÜXEN (1937) werden für NW-Deutschland Sammeltabellen gegeben. Wir begegnen *Ctenidium molluscum* nur einmal: als Begleitart in 2 der 4 Aufnahmen der Typischen Subassoziation des Schoenetum nigricantis. TÜXEN erwähnt nur wenig Moosarten, zufällig (?) in der oben genannten Subassoziation 8 Arten. Im Mesobrometum (2 Subass., 57 Aufn.) erwähnt er nur eine Moosart, im Molinietum (6 Subass., 57 Aufn.) nur 10 Arten. Im nordwestdeutschen Mesobromion kommt aber *Ctenidium molluscum* vor (BORN-KAMM 1960, BRAND 1970). Früher wurden die Kryptogamen in den Aufnahmen oft vernachlässigt, auch von Autoren, welche die Moose kannten (BARKMAN 1953).

Sehen wir uns jetzt die Gebiete an, wo Mesobromion-, Molinion- und Caricion davallianae-Gesellschaften in reicher Differenzierung vorkommen: S-Deutschland und die N-Schweiz. Aus der N-Schweiz kommen einige klassische Beschreibungen von Assoziationen aus diesen Verbänden (SCHERRER 1925, KOCH 1926, ZOBRIST 1935). SCHERRER erwähnt aber fast keine Moosarten. KOCH erwähnt nur die wichtigsten Moose in Nachträgen zu seinen Tabellen: *Ctenidium molluscum* findet (fand) sich in der Linthebene sowohl im Molinion als auch im Caricion davallianae.

In Tabelle 3 wird angegeben, wie oft *Ctenidium molluscum* in den Tabellen von ZOBRIST, ZOLLER (1954, schw. Jura) und LANG (1973, W. Bodenseegebiet) erwähnt ist. Bei ZOLLER ist *Ctenidium molluscum* eine Differentialart für 2 der 7 Assoziationen aus dem Mesobromion. Dies sind die einzigen Assoziationen auf Rendzina mit verhältnismäßig feuchtem und kühlem Lokalklima (S. 216, 251).

In der Monographie über den Kaiserstuhl (VON ROCHOW 1951) im Oberrheintal, der im Regenschatten der Vogesen kontinentale Klimaeigenschaften aufweist, suchen wir in der Mesobromion-Tabelle, wo nur wenige Moosarten erwähnt werden, und wo nur die häufigsten Begleiter aufgenommen sind, vergebens nach *Ctenidium molluscum*, ebenfalls im Molinietum. Wohl aber kommt das Moos in 2 der 4 Caricion davallianae-Aufnahmen vor. VON ROCHOW fand dies bemerkenswert: „*Ctenidium molluscum*, das in anderen Gegenden auch auffällige Moosrasen auf trockenen Kalksteinen im Fagetum, Seslerietum oder Mesobrometum bilden kann, wurde im Gebiet bisher merkwürdigerweise nur in der Carex davalliana-Assoziation gefunden.“

WIEDMANN (1954) hat die Trockenrasen in einem Gebiet sw von München untersucht. In seinen Tabellen wird *Ctenidium molluscum* nur in Übergangsbeständen zwischen dem Schoenetum und dem Brometum angetroffen.

Im moosarmen Molinietum des Wiener Beckens kommt *Ctenidium molluscum* auch fast nicht vor (WAGNER 1950). Das Wiener Becken hat ein ziemlich trockenes, warmes Klima. In den Tabellen der (Halb-)Trockenrasen aus dem Wiener Becken, aus der angrenzenden Perchtoldsdorfer Heide und vom Alpenostrand findet man *Ctenidium molluscum* ebenfalls

Tab. 3: Die Stetigkeit von *Ctenidium molluscum* in einer Anzahl von (Sub)Assoziationen. A = (Sub)Assoziation; die Assoziationen aus einem Verband, in einer Publikation erwähnt, sind fortlaufend nummeriert; a, b usw. sind verschiedene Subassoziationen; B = Zahl der Aufnahmen der (Sub)Assoziation; C = Zahl der Aufnahmen mit *Ctenidium molluscum*.

Autor Jahr Gebiet	Mesobromion		Molinion + Junco-Molinion			Caricion davallianae	
	A	B C	A	B C	A	B C	
Zobrist 1935 Nordostschweiz			1a	5 3	1a	4 -	
			1b	5 1	1b	11 1	
			1c	4 2	1c	19 7	
Zoller 1954 Schweizer Jura	1a	17 1					
	2	11 1					
	3a,b,c,d	32 -					
	4a	8 6					
	4b	6 6					
	5	10 -					
	6a,b	16 -					
	7	11 8					
Lang 1973 W. Bodenseegebiet	1	7 2	1a	5 -	1a	7 -	
	2a	16 1	1b	16 -	1b	14 5	
	2b	6 -	1c	12 1	2a	13 3	
			2a	11 1	2b	7 4	
			2b	5 2			
			3	13 -			
Braun-Blanquet & Tüxen 1952 Irland	1a	7 -			1	2 -	
	1b	3 2			2	12 4	
	2a	3 1			3	1 1	
	2b	3 -					
	2c	3 -					
	3a	3 2					
	3b	3 2					
Ivimey-Cook & Proctor 1966 The Burren, Co. Clare, Irland	1	9 4			1a	4 -	
	2	18 17			1b	11 5	
	3	5 4			1c	4 2	
	4	13 11			1d	6 5	
	5	8 3			2	4 3	
	6	8 5			3 - 8	47 -	
Lemée 1937 Le Perche, Nordwestfrankreich	1a	6 3	1a	7 1	1a	20 15	
	1b	6 1	1b	8 -	1b	5 1	
	2	5 1	1c	5 -			
	3	7 1	1d	2 -			
	4	3 3					

fast nicht (WAGNER 1950, WENDELBERGER 1953, WAGNER 1941), wohl aber in einigen Aufnahmen aus dem Übergang vom Schoenetum zum Molinietum bei WAGNER (1950); das Schoenetum selbst wurde damals dort schon fast nicht mehr gefunden.

Zum Schluß N-Europa: Auf dem Alvar auf Öland, einem Klappplateau mit kontinentalem Klima, kommt *Ctenidium molluscum* (außer in trockenen und feuchten Gebüsch) nur in einem noch nicht beschriebenen „Seslerietum“ vor mit Arten aus dem Eu-Molinion und dem Caricion davallianae; in einer Assoziation aus den Brometalia, welche noch nicht beschrieben ist, fehlt es (BARKMAN, persönliche Mitteilung).

Sehen wir uns nun ein Gebiet mit ausgesprochenem atlantischem Klima an: Tabelle 3 enthält Angaben von BRAUN-BLANQUET & TÜXEN (1952) und IVIMEY-COOK & PROCTOR (1966, Burren) aus Irland. Es fällt auf, daß namentlich in den „Burren“ *Ctenidium molluscum* sehr viel im Mesobromion vorkommt. Was hier die Caricion davallianae-Assoziationen anbetrifft, sind die letzten 6 gewiß nicht zum Caricion davallianae in engerem Sinne zu rechnen. Die *Schoenus nigricans*-*Cirsium dissectum*-Assoziation bei IVIMEY-COOK & PROCTOR unterscheidet sich vom niederländischen *Cirsio*-Molinietum (nach *Cirsium dissectum* genannt!) vor allem durch das häufige Vorkommen von *Campylium stellatum* (Stetigkeit 100%), *Schoenus nigricans*, *Drepanocladus revolvens*, *Ctenidium molluscum* und *Scorpidium scorpioides*.

In beiden irischen Publikationen findet man *Ctenidium molluscum* auch in Assoziationen aus den Asplenietea rupestris, dem Galio-Koelerion und Cynosurion, bei IVIMEY-COOK & PROCTOR auch noch in der *Calluna vulgaris*-*Carex binervis*-Assoziation (2 der 15 Aufnahmen). In den Galio-Koelerion-, Cynosurion- und *Nardo-Callunetea*-Tabellen von TÜXEN (1937), OBERDORFER (1957), LANG (1973), LEMÉE (1937),

wie auch in PREISING (1950, 1953), VANDEN BERGHEN (1951 b), DE SMIDT (1977), BOCHER (1943) und BIRSE & ROBERTSON (1976) sucht man *Ctenidium molluscum* vergebens.

Bemerkenswert ist letzten Endes noch das, was wir bei LEMÉE (1937) aus La Perche, einem kalkreichen Hügelland in NW-Frankreich (noch ziemlich stark vom Atlantik beeinflusst), finden. Außer in den in Tab. 3 erwähnten Assoziationen findet sich *Ctenidium molluscum* dort auch noch im *Rhynchosporium albae*, in einer der 2 Subassoziationen in 2 der 7 Aufnahmen. Auch bei LEMÉE finden wir eine Bemerkung über *Ctenidium molluscum*: Die neutro-basiphilen Arten bilden den Kern des Schoenetum. Einige dieser Arten werden aber ebenfalls in saurem Milieu (vor allem im *Rhynchosporium*) angetroffen: *Carex hostiana* bei pH bis 6, *Ctenidium molluscum* bei pH bis 5,4 (usw.). Das Milieu des Molinietum von LEMÉE ist neutral bis sauer.

Wenn wir das Vorkommen von *Ctenidium molluscum* in Grasländern, Mooren und Heiden überblicken, stellt sich heraus, daß eine Verschiebung auftritt: in Irland findet sich diese Art vor allem ziemlich frequent in mancherlei Mesobromion-Assoziationen, daneben dann und wann im Cynosurion, Galio-Koelerion und Caricion davallianae (eventuell Richtung Molinion). In mehr kontinentalen Gebieten zieht sich die Art aus dem Mesobromion in die feuchtesten, kühlestes Assoziationen zurück (ZOLLER 1954), oder sie kommt darin überhaupt nicht mehr vor (VON ROCHOW 1951). Im Molinion kommt die Art im vorwiegend kontinentalen Bereich des in diesem Artikel besprochenen Gebietes auch fast nicht mehr vor (Wiener Becken). In S-Deutschland und in der N-Schweiz findet *Ctenidium molluscum* sich öfters in ganz speziellen Typen von Kalkflachmooren, nämlich in gewissen (Sub)-Assoziationen des Caricion davallianae (LANG 1973, ZOBRIST 1935, deutlicher bei POELT 1954 und BRAUN 1968). Im extrem atlantischen Klima findet sich *Ctenidium molluscum* also in verschiedenen Milieutypen, von ziemlich trockenen bis zu nassen Böden, in Gegenden mit einem trockenen Klima dagegen nur auf relativ feuchten bis nassen Böden.

Solche Standortsverschiebungen wurden bei mehreren Arten gefunden: LUDI (1952) gibt als Beispiel *Carex pulicaris* an. WALTER & STRAKA (1970) sprechen von der „Regel der relativen Standortkonstanz“. Daneben gibt es Ost-West-Verschiebungen von anderer Beschaffenheit, z. B. basisch-sauer (LUDI 1952). Vielleicht am bekanntesten ist das Beispiel von *Schoenus nigricans*: In Zentral-Europa ist die Art kennzeichnend und in ihrem Vorkommen beschränkt auf gewisse Kalkflachmoore. In W-Irland wird diese Art aber auch in Hochmooren („blanket bog“) gefunden.

Bei *Ctenidium molluscum* finden wir ebenfalls eine sauer-basische Verschiebung: in Zentral-Europa findet sich die Art nur an kalkreichen Standorten. In Irland wurde sie in einer Heide-Gesellschaft auf sumpfigem, ausgelaugtem Boden gefunden. In NW-Frankreich trifft man die Art im *Rhynchosporium* (pH bis 5,4). Im „Meeuwenkampje“ ist der pH (Wasser) 5,4–6,0, der pH (KCl) 4,7–5,0.

WESTHOFF (1950) weist darauf hin, daß wir gerade im Cirσιο-Molinietum einer Anzahl von Arten begegnen, welche in Zentral-Europa basiphil, im atlantischen Gebiet dagegen indifferent oder acidophil sind. LUDI (1952) und WALTER & STRAKA (1970) erwähnen eine Anzahl von Arten, welche sich entgegengesetzt verhalten: im Westen kalkstet bzw. bodenvag, im Osten bodenvag bzw. nur auf sauren Böden.

Ctenidium molluscum kommt auch außerhalb der Grasländer, Moore und Heiden vor, nämlich auf Kalkfelsen sowohl innerhalb wie auch außerhalb der Wälder. Im vorwiegend kontinentalen Gebiet Österreichs, das ich hier einbezogen habe (*Ctenidium molluscum* ist eine fast panboreale Art (HERZOG 1926)), findet man *Ctenidium molluscum* fast ausschließlich in Wäldern, meist auf Kalkfelsen (HÖFLER 1959). Wir können dies als die äußerste Grenze der oben erwähnten West-Ost-Verschiebung vom feuchten zum trockenen Klima betrachten.

Soweit *Ctenidium molluscum* im Molinion gefunden wurde, war dies fast immer im kalkreichen Eu-Molinietum, immer zusammen mit Arten des Caricion davallianae (z. B. Tab. 2, Spalte 4 und 5 nach VANDEN BERGHEN 1951 a).

Auf Grund dieser Angaben können wir *Ctenidium molluscum* im niederländischen „blauwgrasland“ als eine Art betrachten, die auf eine Verwandtschaft von Cirσιο-Molinie-

tum und Caricion davallianae hindeutet. *Ctenidium molluscum* ist im niederländischen Caricion davallianae kaum angetroffen worden, außer um 1958 zusammen mit *Fissidens adianthoides* in der Tongrube bei Vleuten (Provinz Utrecht) (C. G. VAN LEEUWEN, persönliche Mitteilung). Vielleicht kam diese Art früher im Parnassio-Caricetum pulcaris vor, einer jetzt fast verschwundenen Assoziation, welche damals in kleinen Sümpfen im Übergangsbereich zwischen einem höher gelegenen nährstoffarmen Gebiet und einem niedriger liegenden nährstoffreichen Gebiet zu finden war, u. a. auch an durch Plaggenhieb entstandenen Stellen im Cirsio-Molinietum (WESTHOFF & DEN HELD 1969). Bei verschiedenen der älteren Funde aus „Heiden“ könnte es sich um ein derartiges Milieu handeln.

Ctenidium molluscum als Gradienten-Art

Eine Gruppe von Moosarten, welche anscheinend in stark verschiedenen Milieus auftritt, intrigiert mich, weil eine Gruppe von Phanerogamen (*Linum catharticum* u. a.), worauf sich meine Untersuchungen konzentrieren, dieselbe Eigenschaft besitzt. Auf der Suche nach dem Vorkommen von *Ctenidium molluscum* in einer Anzahl von Tabellen aus verschiedenen Verbänden fiel schon auf, daß das Moos sehr oft in Tabellen mit *Linum catharticum* und/oder *Briza media* und/oder *Carex flacca* angetroffen wurde.

Auf den ersten Blick würde man geneigt sein, zu folgern, daß es sich um Arten mit großer ökologischer Amplitude handelt. Dies ist aber namentlich bei *Ctenidium molluscum* nicht der Fall. Hieraus würde es sich ja nicht erklären lassen, daß diese Art z. B. in den Niederlanden (mitten im Areal liegend) so selten ist. Die Sache wird deutlicher, wenn wir nachforschen, wie *Ctenidium molluscum*, *Fissidens adianthoides*, *Campylium stellatum*, *Bryum pseudotriquetrum* und *Calliergonella cuspidata* sich innerhalb einer Gruppe von verwandten Assoziationen in einem bestimmten Gebiet verhalten, z. B. im Caricion davallianae im Bayerischen Alpenvorland (BRAUN 1968).

BRAUN redet nicht vom Caricion davallianae, sondern vom Eriophorion latifolii, neben dem er das Eriophorion gracilis unterscheidet, das die Schwingmoore zusammenfaßt. Die eutrafenten Teile hiervon werden von WESTHOFF & DEN HELD auch zum Caricion davallianae gerechnet. Im Eriophorion gracilis (4 Assoziationen) findet man bei BRAUN kein *Linum catharticum*, *Briza media* oder *Carex flacca*, auch kein *Ctenidium molluscum* oder *Fissidens adianthoides*. *Campylium stellatum*, *Bryum pseudotriquetrum* und/oder *Calliergonella cuspidata* kommen in einigen Subassoziationen vor.

Im Eriophorion latifolii unterscheidet BRAUN 11 Assoziationen. Die Mehrzahl hat eine Typische Subassoziationsgruppe und eine Subassoziationsgruppe von *Sesleria caerulea* bzw. *Bellidiastrum michelii* (= *Aster bellidiastrum*). Unter vergleichbaren Umweltverhältnissen trifft man in vielen Assoziationen immer wieder mehr oder weniger dieselben Artengruppen, welche differenzierend sind für die Subassoziationen und Varianten. So besitzen die meisten Subassoziationsgruppen 2 oder 3 Subassoziationen: *scorpidietosum* (der nasse Flügel) und/oder *typicum* und/oder *brizetosum* (der trockene Flügel).

Calliergonella cuspidata und *Bryum pseudotriquetrum* sind fast durch das ganze Eriophorion latifolii verbreitet, im allgemeinen nicht mit hoher Stetigkeit. (*Calliergonella cuspidata* kommt in anderen Verbänden in eutrophen Sümpfen und Mooren viel häufiger vor; *Bryum pseudotriquetrum* finden wir auch oft in Quellfluren – siehe oben, wo die Moosvereine besprochen wurden.) *Campylium stellatum* hat in fast allen Assoziationen eine hohe Stetigkeit. *Linum catharticum* und *Fissidens adianthoides* finden wir in fast allen Assoziationen, in allen genannten Subassoziationsgruppen und zwar im *brizetosum*, *typicum* und in der *Potentilla erecta*-Variante des *scorpidietosum*, welche Variante den Übergang vom *scorpidietosum* zum *typicum* angibt. *Briza media* finden wir auch in den meisten Assoziationen und *Carex flacca* fast in der Hälfte der Assoziationen; beide Arten gehören zu allen genannten Subassoziationsgruppen, dort aber nur in das *brizetosum*. *Ctenidium molluscum* kommt nur in 3 Assoziationen vor, und zwar ausschließlich in den

Sesleria- und Bellidiastrum-Subassoziationsgruppen und dort wie *Linum* und *Fissidens* im brizetosum, typicum und in der *Potentilla erecta*-Variante des scorpidietosum.

Betrachten wir nun alle Tabellen von BRAUN, auch diejenigen der Moosvereine, dann kommen wir zu der Folgerung, daß *Calliergonella cuspidata* eine recht weite Amplitude hat, *Bryum pseudotriquetrum* eine beschränktere; beide Amplituden stimmen nur teilweise mit denjenigen von *Linum catharticum*, *Briza media* und *Carex flacca* überein. *Campylium stellatum* hat hingegen eine ziemlich weite Amplitude, die ganz mit denjenigen von *Linum*, *Briza* und *C. flacca* übereinstimmt. *Fissidens adianthoides* hat eine mehr oder weniger gleiche Amplitude wie *Briza media* und *C. flacca* und besonders wie *Linum catharticum*. *Ctenidium molluscum* hat eine viel engere Amplitude.

Hiermit ist noch nicht alles gesagt.

Linum catharticum + *Briza media* + *Carex flacca* würden charakteristisch sein für bestimmte Typen von Grenzmilieus (VAN LEEUWEN 1965, 1966, 1968). VAN LEEUWEN unterscheidet auf Grund seiner system-theoretischen Betrachtungen zwei Haupttypen ökologischer Grenzbereiche:

- a) Der sprungartige Übergang (die konvergente Grenze), charakterisiert durch scharfe Grenzen zwischen kontrastierenden Verhältnissen, die in der Zeit fluktuieren. In diesem Bereich gibt es z. B. das *Agropyro-Rumicion crispi* (VAN LEEUWEN 1970, WESTHOFF & VAN LEEUWEN 1966).
- b) Der allmähliche Übergang (Gradient, die divergente Grenze), gekennzeichnet durch den Reichtum an Mikrogradienten zwischen den verschiedenen Verhältnissen, verbunden mit einem niedrigen Grad von Änderung. In solchen Grenzbereichen wächst z. B. der Saum-Mantel-Komplex der *Trifolio-Geranieta* und der *Prunetalia spinosae* (VAN LEEUWEN 1966, 1970).

Was die Grasländer, Moore und Heiden anbelangt, nimmt VAN LEEUWEN (1968) an, daß 3 ökologische Kontraste namentlich zur Ausbildung scharfer Grenzen oder Gradienten beitragen. Dies sind, nach ihrer Bedeutung geordnet, die Gegensätze sauer/basisch, moorig/mineralisch und trocken/naß. Eine Gradientsituation kann sich in W-Europa, wo der Niederschlag die Verdunstung übertrifft, nur entwickeln, wenn der erstgenannte der den letzten überlagert, meistens infolge der topographischen Lage. Eine sogenannte Störungssituation entsteht dagegen, wenn der zweite Kontrast in jedem Gegensatzpaar den ersten überlagert.

Den stärksten Gradienten finden wir also, wenn eine trockene Moorheide an eine niedriger gelegene Stelle mit kalkreichem, durchsickerndem Wasser grenzt (sauer + moorig + trocken gegenüber basisch + mineralisch + naß). Schwächere Gradienten gibt es z. B. zwischen trockener Moorheide und einem Kalkflachmoor (sauer + moorig + trocken über basisch + moorig + naß) oder zwischen Hochmoor und kalkreichen (Halb)-Trockenrasen (sauer + moorig + naß über basisch + mineralisch + trocken). Das letzte Beispiel enthält zugleich ein Element schwacher Störung: naß zu trocken.

Linum catharticum, *Briza media* und *Carex flacca* scheinen nun kennzeichnend zu sein für Stellen, wo in gewissem Ausmaß Störungen auftreten in einem Gebiet, das im übrigen von Gradienten und Ruhe gekennzeichnet ist. Wir haben nun den Eindruck, daß *Fissidens adianthoides* hier eingefügt werden könnte, vielleicht auch *Bryum pseudotriquetrum*. *Ctenidium molluscum* können wir als eine Gradienten-Art auffassen, welche höhere Ansprüche gegenüber *Linum*, *Briza* und *C. flacca* aufweist. *Calliergonella cuspidata* hingegen scheint eine stärkere Störung zu ertragen. *Campylium stellatum* wird wahrscheinlich irgendwo zwischen *Linum*, *Briza* und *C. flacca* einerseits und *Calliergonella cuspidata* andererseits zu finden sein.

Im *Caricion davallianae* findet sich eine große Anzahl von Arten, die von VAN LEEUWEN als Gradient-Arten betrachtet werden. TUXEN (1937) behauptet schon: „Alle Gesellschaften des *Caricion davallianae*-Verbandes sind in NW-Deutschland besonders verbreitet an der Grenze des *Querceto-Betuletum*-Gebietes gegen die ausklingenden Kalkberge, d. h. auf nassen, durchlässigen Sandböden, auf denen Kalkquellen oder kalkreiche Grundwasserströme austreten.“

Wenn wir *Ctenidium molluscum* als eine Gradienten-Art betrachten, können wir einige Daten besser verstehen:

1. Irland ist nicht nur extrem atlantisch, sondern (infolgedessen) auch besonders reich an starken Gradienten (VAN LEEUWEN 1968, WESTHOFF et al. 1970). Und gerade in Irland, u. a. in den „Burren“ (zentral im Westen gelegen), kommt *Ctenidium molluscum* sehr viel vor!
2. In den niederländischen „blauwgraslanden“ wird *Ctenidium molluscum* jetzt fast nicht mehr gefunden. Teilweise wäre dies dadurch zu erklären, daß nur einige dürftige Überreste von „blauwgraslanden“ übrig geblieben sind. Aber die allgemeine Nivellierung, die Herabsetzung des Wasserstandes und die Eutrophierung, das heißt die Abnahme der Gradientensituation, wird auch dazu beigetragen haben, daß *Ctenidium molluscum* aus den „blauwgraslanden“ verschwunden ist.
3. In Abb. 1 B sind die Fundorte von *Ctenidium molluscum* in Drente, Overijssel und Gelderland (exklusiv Winterswijk) eingezeichnet. Die Karte ist aus WESTHOFF et al. (1970) entnommen und in einfacher Form schon bei VAN LEEUWEN (1966) zu finden. Es fällt auf, daß fast alle diese Fundorte in schmalen Übergangszonen entlang des divergenten Grenztyps liegen. Was die „blauwgraslanden“ anbelangt, fällt einem auf, daß kein einziger Fund aus den westniederländischen Mooren bekannt ist, wo vorher auch ausgedehnte „blauwgraslanden“ zu finden waren. WESTHOFF et al. (1973: 194) deuten schon darauf hin, daß eine Anzahl von Arten der „blauwgraslanden“ auf pleistozäne Böden beschränkt ist (und früher schon war): *Parnassia palustris*, *Carex appropinquata* und *dioica*. In diesem Zusammenhang reden sie, nachdem sie auch *Eriophorum latifolium* und *Dianthus superbus* noch erwähnt haben, von einem Supergradienten. Sie behaupten, daß solche Übergänge in den Niederlanden schon in der Vergangenheit nur vereinzelt vorkamen und dann namentlich in den Grenzgebieten zwischen Pleistozän und Holocän, wozu auch die Bachtäler gehören. Fast alle Stellen in Gelderland, wo *Ctenidium molluscum* gefunden wurde, werden von WESTHOFF et al. (1973: 250–261) mit Freude erwähnt.
4. Bei *Ctenidium molluscum* fanden wir eine Ost-West-Verschiebung, sowohl mit einem naß/trocken- wie auch einem basisch/sauer-Aspekt. Solche naß/trocken-Verschiebungen sind nach VAN LEEUWEN (1968) u. a. kennzeichnend für die Gradienten-Grasländer. Vielleicht könnte man von den basisch/sauer-Verschiebungen dasselbe behaupten.

Zusammenfassung

Bei einer Untersuchung in einer Anzahl von niederländischen „blauwgraslanden“ (d. h. „blaue Wiesen“, Cirsio-Molinietum, Junco-Molinion) wurde *Ctenidium molluscum* angetroffen, eine Art, welche in den Niederlanden mehr oder weniger zum Mesobromion gerechnet wird. Untersuchungen an altem Herbarmaterial ergaben, daß die Art im vorigen Jahrhundert auch mehrere Male in den Übergangsbereichen zwischen Pleistozän und Holocän gefunden worden ist, wo es früher u. a. ausgedehnte „blauwgraslanden“ gab, und hier und da auch Gesellschaften aus dem Caricion davallianae. Den alten Funden von *Ctenidium molluscum* waren oft andere Arten, überwiegend aus dem Caricion davallianae, beigemischt.

Literaturangaben aus Grasländern, Mooren und Heiden von Irland bis Österreich brachten zutage, daß der soziologische Anschluß von *Ctenidium molluscum* sich geographisch verschiebt: im extrem atlantischen Klima findet sich das Moos in verschiedenen Milieutypen, von ziemlich trockenen bis zu nassen Böden, in Gegenden mit trockenerem Klima nur auf feuchten bis nassen Böden. Außer dieser naß/trocken-Verschiebung handelt es sich teilweise auch um eine basisch/sauer-Verschiebung: in Zentral-Europa kalkstet, in NW-Europa bodenvag. Man hat den Eindruck, daß solche Verschiebungen u. a. für die Gradienten-Grasländer (im Sinn von VAN LEEUWEN) charakteristisch sind. Hier findet sich *Ctenidium molluscum* mit Arten wie *Linum catharticum*, *Briza media*, *Carex flacca* und auch *Fissidens adianthoides*, wobei *Ctenidium* seltener ist. Wahrscheinlich erfordert *Ctenidium* einen stärkeren Gradienten als die anderen erwähnten Arten. Demzufolge wird *Ctenidium molluscum* im niederländischen „blauwgrasland“ heute

nahezu nicht mehr angetroffen, da sich nicht nur das Areal vom „blauwgrasland“ sehr stark vermindert hat, sondern auch die noch erhaltenen Naturschutzgebiete stark von der allgemeinen Nivellierung (der Herabsetzung des Wasserstandes und der Eutrophierung, also der Abnahme der Gradientsituationen) betroffen sind.

Den Herren Prof. Dr. J. J. BARKMAN, Drs. J. H. WILLEMS und Dr. H. J. DURING danke ich für kritische Durchsicht des Manuskripts, Herrn Drs. E. A. MENNEGA für die Übersetzung.

Schriften

- Barkman, J. J. (1948): Bryologische zwerftochten door Nederland. II. Zuid-Limburg. – Publ. Natuurhist. Gen. Limburg 1: 5–25. Maastricht.
- , (1953): De kalkgraslanden van Zuid-Limburg. B. De Cryptogamen. – Publ. Natuurhist. Gen. Limburg 6: 21–30. Maastricht.
- , (1961): De verarming van onze mosflora. – Buxbaumia 15: 52–59. Amsterdam.
- , (1966): Systematiek en gegevens van de kenmerken en de standplaats. – In: J. Landwehr: Atlas van de nederlandse bladmossen. Amsterdam.
- Birse, E. L. & Robertson, J. S. (1976): Plant communities and soils of the lowland and southern upland regions of Scotland. – Aberdeen.
- Böcher, T. W. (1943): Studies on the plant geography of the North-Atlantic heath formation II. – Kong. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skrifter II (7). København.
- Boerboom, J. H. A. (1957): Les pelouses sèches des dunes de la côte néerlandaise. – Acta Bot. Neerl. 6: 642–680. Amsterdam.
- Bornkamm, R. (1960): Die Trespen-Halbtrockenrasen im oberen Leinegebiet. – Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 8: 181–208. Stolzenau/Weser.
- Brand, M. (1970): Kalkgraslanden van Eifel en Teutoburgerwoud. – Kruipnieuws 32: 2–12.
- Braun, W. (1968): Die Kalkflachmoore und ihre wichtigsten Kontaktgesellschaften im Bayerischen Alpenvorland. – Diss. Bot. 1. Lehre.
- Braun-Blanquet, J. & Tüxen, R. (1952): Irische Pflanzengesellschaften. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel 25: 224–421. Zürich.
- During, H. J., Koppe, F. & van Zanten, B. O. (1979): Bryophytes of the Frisian Islands. – In: W. J. Wolff & C. Dijkema: Flora and Vegetation of the Wadden Sea Islands. – Wadden Sea Working Group Comm. 13 (im Druck).
- Duvigneaud, P. & Vanden Berghen, C. (1945): Associations tourbeuses en Campine occidentale. Biol. Jaarb. Dodonaea 12: 53–90. Antwerpen.
- Eeden, F. van (1874): Lijst der planten die in de Nederlandsche Duinstreken gevonden zijn. – Ned. Kruidk. Arch. ser. 2.1: 360–451.
- Gams, H. (1927): Von den Follatères zur Dent de Morcles. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 15. Bern.
- Garjeanne, A. J. M. (1901): Mosflora van Nederland. – Groningen.
- Herzog, T. (1926): Geographie der Moose. – Jena.
- Heukels, H. & van Ooststroom, S. J. (1977): Flora van Nederland. – 19. Aufl. Groningen.
- Höfler, K. (1959): Über die Gollinger Kalkmoosvereine. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., Abt. 1, 168: 541–582. Wien.
- Ivimey-Cook, R. B. & Proctor, M. C. F. (1966): The plant communities of Burren, Co. Clare. – Proc. Roy. Ir. Acad. 64B: 211–301. Dublin.
- Koch, W. (1926): Die Vegetationseinheiten der Linthebene. – Jahrb. St. Gall. Naturwiss. Ges. 61 (2): 1–146. St. Gallen.
- Lang, G. (1973): Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes. – Pflanzensoziologie 17. Jena.
- Lebrun, J. et al. (1949): Les associations végétales de Belgique. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 82: 105–207. Bruxelles.
- Leeuwen, C. G. van (1965): Het verband tussen natuurlijke en antropogene landschapsvormen, bezien vanuit de betrekkingen in grensmilieu's. – Gorteria 2: 93–105. Leiden.
- , (1966): A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. – Wentia 15: 25–46. Amsterdam.
- , (1968): Soortenrijke graslanden en hun milieu. – Kruipnieuws 30: 16–28.
- , (1970): Raumzeitliche Beziehungen in der Vegetation. – In: R. Tüxen: Gesellschaftsmorphologie: 63–68. Den Haag.
- Lemée, G. (1937): Recherches écologiques sur la végétation du Perche. – Diss. Paris und in Rev. Gén. Bot. 49–51, 1937–1939.

- Lüdi, W. (1952): Die Standortstetigkeit einiger irischer Gewächse aus mitteleuropäischem Blickpunkt gesehen. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel 25: 224–421. Zürich.
- Margadant, W.D. & During, H.J. (1979): Beknopte Mosflora van Nederland. – Zutphen (im Druck).
- Mikkelsen, V.B. (1959): The distribution of the bryophytes in Denmark. – Bot. Tidsskr. 55: 77–154. København.
- Oberdorfer, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – Pflanzensoziologie 10. Jena.
- Poelt, J. (1954): Moosgesellschaften im Alpenvorland. II. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., Abt. 1, 163: 495–539. Wien.
- Preisig, E. (1950): Nordwestdeutsche Borstgras-Gesellschaften. – Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 2: 33–42. Stolzenau/Weser.
- , (1953): Süddeutsche Borstgras- und Zwergstrauch-Heiden (Nardo-Callunetea). – Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 4: 112–123. Stolzenau/Weser.
- Richards, P.W. (1932): Ecology. – In: F. Verdoorn: Manual of Bryology: 367–395. The Hague.
- Rochow, M. von (1951): Die Pflanzengesellschaften des Kaiserstuhls. – Pflanzensoziologie 8. Jena.
- Sissingh, G. (1978): Le Cirsio-Molinietum Sissingh et De Vries (1942) 1946 dans les Pays-Bas. – In: J.-M. Géhu: La végétation des prairies inondables: 289–301. Vaduz.
- Smidt, J.T. de (1977): Heathland vegetation in the Netherlands. – Phytocoenologia 4: 258–316. Stuttgart-Lehre.
- Stodiek, E. (1937): Soziologische und ökologische Untersuchungen an den xerotopen Moosen und Flechten des Muschelkalkes in der Umgebung Jenas. – Diss. Jena und in Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 99: 1–46. Dahlem-Berlin.
- Tüxen, R. (1937): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. – Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. Nieders. 3: 1–170. Hannover.
- Vanden Berghen, C. (1951a): Les prairies à Molinia de Belgique. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 83: 373–403. Bruxelles.
- , (1951b): Landes tourbeuses et tourbières bombées à Sphaignes de Belgique. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 84: 157–226. Bruxelles.
- Verdoorn, F. (1927): Over de bladmossen der Hollandsche duinen. – De Lev. Natuur 32: 84–90. Amsterdam.
- Wagner, H. (1941): Die Trockenrasengesellschaften am Alpenostrand. – Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl. 104: 1–84. Wien.
- , (1950): Das Molinietum coeruleae (Pfeifengraswiese) im Wiener Becken. – Vegetatio 2: 128–165. Den Haag.
- Walter, H. & Straka, H. (1970): Arealkunde. – In: H. Walter: Einführung in die Phytologie III (2). 2. Aufl. Stuttgart.
- Wendelberger, G. (1953): Die Trockenrasen im Naturschutzgebiet auf der Perchtoldsdorfer Heide bei Wien. – Angew. Pflanzensoz. 9: 1–51. Wien.
- Westhoff, V. (1950): Het associatiebegrip in geografisch verband. – Ned. Kruidk. Arch. 57: 98–100. Amsterdam.
- , et al. (1970–1973): Wilde Planten 1, 2 und 3. – Deventer.
- , & den Held, A.J. (1969): Plantengemeenschappen in Nederland. – Zutphen.
- , & van Leeuwen, C.G. (1966): Ökologische und systematische Beziehungen zwischen natürlicher und anthropogener Vegetation. – In: R. Tüxen: Anthropogene Vegetation: 156–172. Den Haag.
- Wiedmann, W. (1954): Die Trockenrasen zwischen Würm- und Ammersee. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 30: 126–162. München.
- Zobrist, L. (1935): Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchung im nordostschweizerischen Mittellande. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 18: 1–144. Bern.
- Zoller, H. (1954): Die Typen der Bromus erectus-Wiesen des Schweizer Juras. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 33: 1–103. Bern.

Anschrift der Verfasserin:

Drs. G. Zijlstra, Instituut voor Systematische Plantkunde, Heidelberglaan 2, NL-3584 CS Utrecht.